

DOI: 10.12264/JFSC2023-0101

珠江下游 7 种典型鲤科鱼类摄食器官形态特征比较

寇春妮^{1, 2, 3}, 李捷^{2, 3}, 陈蔚涛^{2, 3}, 高尚^{2, 3}, 武智^{2, 3}, 刘亚秋^{2, 3}

1. 上海海洋大学海洋生态与环境学院, 上海 201306;
2. 中国水产科学研究院珠江水产研究所, 农业农村部珠江中下游渔业资源环境科学观测实验站, 广东 广州 510380;
3. 国家渔业资源环境广州观测实验站, 广东 广州 510380

摘要: 为探究鲤科鱼类的摄食器官形态差异, 以珠江下游的海南鲃(*Culter recurviceps*)、鲤(*Cyprinus carpio*)、广东鲂(*Megalobrama terminalis*)、赤眼鲮(*Squaliobarbus curriculus*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)、鲮(*Cirrhinus molitorella*)和鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*) 7 种典型鲤科鱼类为研究对象, 基于形态解剖和多元分析等方法, 比较了这 7 种鱼类外部和内部摄食器官形态的特征差异。结果显示, 7 种鲤科鱼类外部摄食器官形态的种间差异主要体现在口裂宽、口裂高等与食物捕获有关的性状上, 内部摄食器官形态的种间差异主要体现在咽骨长、咽骨后肢长等与食物咀嚼有关的性状上, 内部摄食器官形态分化程度显著大于外部摄食器官。另外, 研究发现食性对鲤科鱼类内部摄食器官形态影响大于系统发育地位的影响, 外部摄食器官形态性状对于鱼类分类具有重要的参考价值。本研究揭示了同域分布鲤科鱼类的摄食器官结构差异, 探讨了摄食器官形态结构与食性、系统演化地位的关系, 对于了解鲤科鱼类生态适应机制以及开展珠江鱼类资源保护具有重要意义。

关键词: 鲤科鱼类; 摄食器官; 形态; 主成分分析; 系统发育; 分化

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005–8737–(2023)07–0907–15

鱼类摄食活动不仅是维持鱼类生存、生长和繁殖的必要行为, 还是影响其群体的行动规律、食物网关系、种群数量变动与形态特征的重要因素^[1–2]。鱼类摄食器官(口、齿、鳃耙等)的形态结构及功能与其摄食偏好密切相关^[3–5], 掌握鱼类摄食器官的变化特征对于揭示鱼类食性分化机制具有重要意义。鲤科鱼类是我国分布最广、种类最多的类群, 并在长期生态适应过程中逐渐演化出丰富多样的摄食器官形态, 是研究鱼类摄食器官形态分化的良好模型^[6]。然而, 目前关于鲤科鱼类摄食器官形态变化的研究重点主要聚焦在单一类型摄食器官形态特征上^[7–10], 涉及多种鲤科鱼类摄食器官形态特征及其分化程度差异的研究极

其匮乏。

珠江地处亚热带, 鱼类生物多样性高, 种类组成以鲤形目、鲤科鱼类为优势类群^[11–13]。海南鲃(*Culter recurviceps*)、广东鲂(*Megalobrama terminalis*)、鲤(*Cyprinus carpio*)、赤眼鲮(*Squaliobarbus curriculus*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)、鲮(*Cirrhinus molitorella*)、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)是珠江中下游重要的鲤科经济鱼类和优势类群^[12, 14], 在维持珠江下游食物网稳定中起关键作用。由于这些鱼类摄食偏好存在明显不同, 摄食器官形态特征及其分化程度可能也存在差异。

已有研究表明, 系统发育地位是影响鱼类摄

收稿日期: 2023-05-16; **修订日期:** 2023-06-25.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0900902); 中国水产科学研究院珠江水产研究所自主科技创新项目(2023CXYC6); 广州市科技计划项目(202201010762).

作者简介: 寇春妮(1999–), 女, 硕士研究生, 研究方向为鱼类生态学. E-mail: 13239095043@163.com

通信作者: 李捷, 研究员, 研究方向为渔业资源保护. E-mail: lijie1561@163.com; 刘亚秋, 助理研究员, 研究方向为生理生态学. E-mail: liuyq@prfri.ac.cn

食器官形态特征的一个重要因素^[15], Ayvazyan 等^[16]探究了二须鲃属(*Capoeta*)鱼类摄食器官形态与系统发育地位的关系, 结果表明两者相关性显著, 摄食器官形态可以反映其种间系统发育地位关系。Rüber 等^[17]对慈鲷鱼科(Cichlidae)鱼类摄食器官形态之间的趋同进化研究发现, 系统发育地位对于鱼类摄食器官形态趋同会产生一定影响。但也有部分研究认为鱼类的摄食器官形态与系统发育地位不存在显著相关性^[18-19], 关于鱼类摄食器官特征与系统发育地位的相关性仍需进一步探讨。

因此, 本研究以珠江中下游 7 种典型鲤科鱼类为研究对象, 运用传统测量和常规解剖等方法比较不同鲤科鱼类的外部 and 内部摄食器官的形态差异, 并针对摄食器官可数可量性状进行单因素方差分析、主成分分析和聚类分析, 揭示共栖鲤科鱼类的摄食器官结构差异, 结合 7 种鲤科鱼类的食性与系统发育间的关系, 探讨其摄食器官形态结构与食性、系统演化地位的关系, 以期对鲤科鱼类生态适应机制研究及珠江鱼类资源保护提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 样品采集及摄食器官形态测量

2022 年 7—8 月, 在西江肇庆江段收集的 7 种鲤科鱼类共计 119 尾, 实验样品的生物学信息如表 1 所示。摄食器官的形态测定指标共 18 个, 其中定性指标 4 个, 定量指标 12 个。定性指标包括咽齿类型(pharyngeal tooth type, PTT)、咽骨类型(pharyngeal bone type, PBT)、咽骨咽齿组合类型(combination type of pharyngeal tooth and

pharyngeal bone, CTPT)^[20]、齿式(dental formula, DF); 定量指标包含体长(standard length, SL)、头长(head length, HL)、吻长(snout length, SnL)、口裂宽(mouth breadth, MB)、口裂高(mouth height, MH)、第一鳃弓外侧最长鳃耙长(length of outer gill raker, LOGR)、第一鳃弓外侧鳃耙数(the number of outer gill raker, NOGR)、咽骨长(length of pharyngeal bone, LPB)、咽骨宽(breath of pharyngeal bone, BHP)、齿长(tooth length, TL)、有齿区长(toothed segment, TS)、咽骨前肢长(long forelimb of pharyngeal bone, LFPB)、咽骨后肢长(hindlimb Length of pharyngeal bone, HLPB)。体长由直尺测量, 数据精确到 0.1 cm, 其他定量指标利用电子数显卡尺测量, 数据精确到 0.01 mm; 体重利用电子天平称量, 精确到 0.01 g, 具体测量方法参照尾崎久雄等^[21]。

1.2 常规解剖法

根据 Foote 等^[22]的方法进行计数, 7 种鲤科鱼类咽喉齿的剔取方法参考何舜平等^[23], 咽喉齿剔取后在解剖显微镜下对其进行计数、测量并拍照。下咽骨的形态描述和测量方法依据 Chu 等^[24]和 Miranda^[25], 测量工具采用电子数显卡尺, 单位 mm, 测量精度 0.01 mm, 测量位点见图 1。

1.3 系统发育分析

从 GenBank 数据库下载了 7 种鲤科鱼类相应的 Cyt b 基因序列片段, 利用 MEGA (11.0 版本)^[26]构建了系统发育树。运用 MEGA 中 Clustal W 对 7 种鲤科鱼类 Cyt b 基因序列进行比对, 并基于 Kimura 双参数模型^[27]构建了邻接(Neighbor-Joining)树。另外, 基于 Kimura 双参数模型计算了 7 种鲤科鱼类两两之间的遗传距离。

表 1 样品基础生物学信息
Tab. 1 Sample basic biological information

种类 species	样品编号 sample number	样本数 number	平均体长/cm body length	平均体重/g body mass
海南鲃 <i>Culter recurviceps</i>	SP1	16	92.79±61.27	20.63±4.53
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	SP2	11	283.22±173.9	22.62±3.59
广东鲂 <i>Megalobrama terminalis</i>	SP3	14	305.29±117.36	24.43±2.6
赤眼鲮 <i>Squaliobarbus curriculus</i>	SP4	11	188.06±81.74	23.43±3.07
草鱼 <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	SP5	15	464.63±131.15	28.13±3.89
鲮 <i>Cirrhinus molitorella</i>	SP6	33	246.25±72.29	24.63±2.49
鲢 <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	SP7	19	650.75±466.9	32.06±8.3

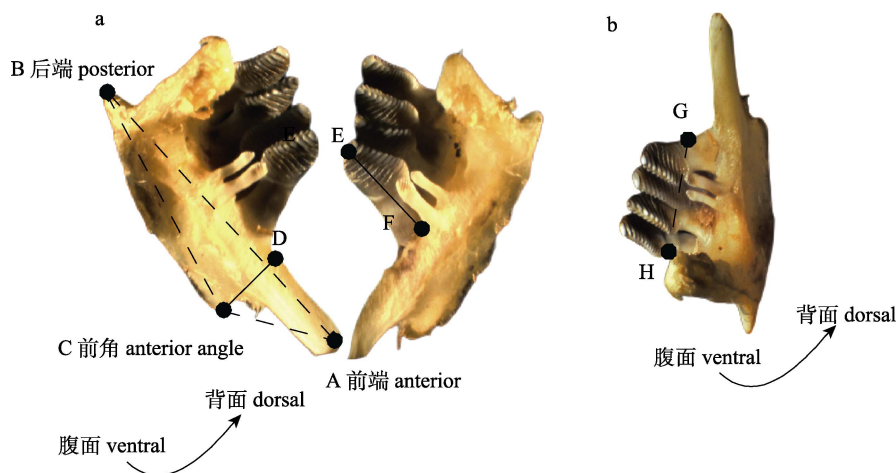


图 1 咽骨测量位点

a. 下咽齿齿面正视图; b. 下咽齿一侧视图. AB: 咽骨长; AC: 前肢长; BC: 后肢长; CD: 咽齿宽; EF: 咽齿长; GH: 有齿区长.

Fig. 1 Measurement sites of pharyngeal bone

a. The front side view of the pharyngeal tooth surface; b. One side view of pharyngeal tooth. AB: pharyngeal bone length; AC: forelimb length of pharyngeal bone; BC: hindlimb length of pharyngeal bone; CD: width of pharyngeal tooth; EF: length of pharyngeal tooth; GH: toothed segment.

1.4 数据统计与分析

为消除个体大小造成的差异, 将可量指标换算为与各样本体长的比值, 并将口位类型进行量化(口端位为“1”、口亚上位为“1.1”、口上位为“1.2”、口亚下位为“0.9”、口下位为“0.8”)。为了直观地显示 7 种鱼类之间的形态差异, 首先采用 IBM SPSS 统计软件(21.0 版本, Armonk, NY, USA)进行单因素方差分析(one-way ANOVA)(选择 Post Hoc Mul-tiple Comparisons: LSD 法, 并设置差异显著性水平为 0.05); 其次, 使用 Origin (2021 版本)对 5 项外部摄食器官形态指标和 8 项内部摄食形态指标的 Z-score 进行主成分分析(PCA); 最后, 分别基于内部和外部摄食器官形态指标采用欧氏距离进行聚类。剩余的定性指标均采用列表法进行描述和分析对比种间差异。

为揭示 7 种鲤科鱼类内部和外部摄食器官形态之间分化程度, 采用下面公式计算不同物种间各性状分化值:

$$DD_i = |(M_{pi} - M_{qi}) \times PC1_i|$$

式中, i 代表不同的性状, M 代表性状 i 的平均 Z-score, $PC1_i$ 代表性状 i 的主成分 1 的系数, p 和 q 代表组间不同的两个物种。Z-score 数据和基于所

有摄食形态指标的主成分数据如前面所述获得。

2 结果与分析

2.1 外部摄食器官形态特征

外部摄食器官形态结果显示, 广东鲂、赤眼鲮和草鱼口端位, 鲮和鲤口下位, 鲢和海南鲃口上位, 赤眼鲮、鲮和鲤具有触须(图 2)。单因素方差分析结果表明, 广东鲂、赤眼鲮和鲮在吻长、口裂宽等指标上的差异不显著, 鲮和鲤的头长显著小于海南鲃、广东鲂、赤眼鲮和草鱼, 海南鲃的头长、吻长、口裂宽、口裂高显著大于鲤、广东鲂、赤眼鲮和草鱼(表 2)。7 种鲤科鱼类间摄食器官形态分化程度分析中发现, 头长和口裂高的分化程度较高, 在赤眼鲮与鲤、鲢与赤眼鲮、草鱼和鲮、草鱼与赤眼鲮等鱼类之间头长分化程度较高, 在鲮与海南鲃、草鱼和赤眼鲮等鱼类之间口裂高的分化程度较高(表 3)。基于鱼类外部摄食器官形态指标主成分分析结果显示, 7 种鲤科鱼类均有部分重叠, 并发现海南鲃、广东鲂、草鱼、赤眼鲮和鲢更聚集(图 3a)。第一主成分的差异主要集中在口裂宽和口裂高, 第二主成分的差异主要集中在口位类型(表 4)。

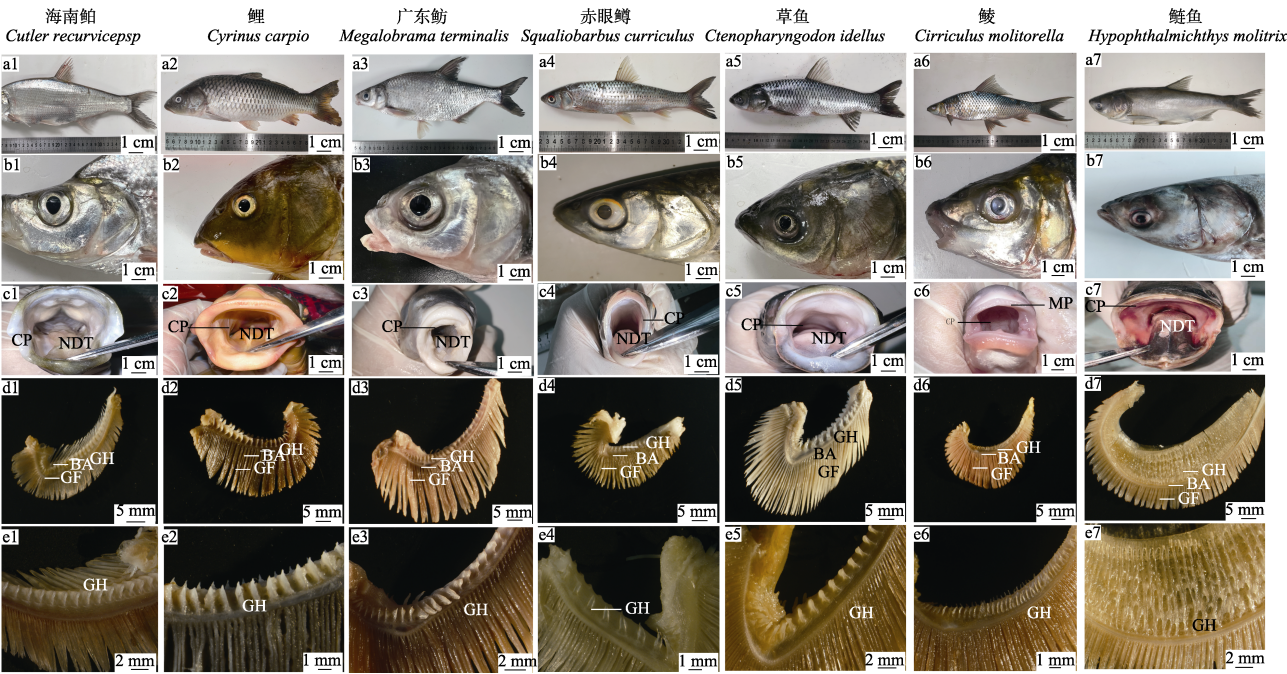


图 2 7 种鲤科鱼类的头部及鳃部形态

a1-a7. 整体形态; b1-b7. 头部形态; c1-c7. 口部形态; d1-d7. 鳃部整体; e1-e7. 鳃部局部; CP: 口裂; NDT: 不游离舌; GH: 鳃耙; BA: 鳃弓; GF: 鳃瓣.

Fig. 2 Head and gill morphology of seven Cuprinidae fishes

a1-a7. Overall morphology; b1-b7. Head morphology; c1-c7. Oral morphology; d1-d7. Gill whole; e1-e7. Gill part; CP: cleft palate; NDT: non dissociative tongue; GH: gill harrow; BA: branchial arch; GF: gill flap.

表 2 7 种鲤科鱼类外部摄食器官形态
可量度特征的单因素方差分析结果

Tab. 2 The results of one-way ANOVA for morphometric characters of external feeding organs of seven Cyprinidae fishes

种类 species	头长/体长 HL/SL	吻长/体长 SnL/SL	口裂宽/体长 WM/SL	口裂高/体长 HM/SL
SP1	2.17±0.60 ^a	0.76±0.12 ^{ab}	0.92±0.10 ^c	1.12±0.19 ^d
SP2	2.55±0.26 ^{bce}	0.90±0.17 ^c	0.81±0.13 ^a	0.96±0.14 ^{abe}
SP3	2.19±0.13 ^a	0.65±0.07 ^{cd}	0.56±0.09 ^{bc}	0.74±0.07 ^c
SP4	1.43±0.42 ^d	0.64±0.05 ^{cd}	0.65±0.05 ^{bf}	0.90±0.089 ^a
SP5	2.31±0.53 ^{ae}	0.81±0.11 ^a	0.76±0.19 ^a	0.91±0.17 ^{ae}
SP6	1.86±0.23 ^b	0.70±0.14 ^{cb}	0.61±0.08 ^b	0.41±0.07 ^b
SP7	2.86±0.12 ^c	0.85±0.05 ^{ae}	1.00±0.12 ^d	1.01±0.20 ^c

注: 表中数据为多个重复的平均值。同一行相同右上角含有相同英文上标字母或无上标表示无显著差异($P \geq 0.05$)。SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鲮; SP6: 草鱼; SP7: 鲢。

Note: Data are means of multiple. Means in each bar sharing the same superscript letter or absence of superscripts are not significantly different determined by Tukey's test ($P \geq 0.05$). SP1: *Cutler recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

2.2 内部摄食器官形态特征

内部摄食器官解剖结果显示, 海南鲃和鲢的

口腔内空间比其他 5 种鱼类更开阔, 鲢的鳃耙特化呈网状结构与口相连, 海南鲃两列鳃耙不等长(图 2)。广东鲂、赤眼鲮、鲮、鲤和海南鲃均有 3 行齿, 草鱼 2 行, 鲢仅有 1 行齿(表 5、图 4)。除海南鲃主行齿和副行齿无差异外, 广东鲂、赤眼鲮、鲮、鲤和草鱼副行齿均弱化(图 4)。根据下咽骨长宽比和下咽齿长与有齿区长比值, 海南鲃咽骨咽齿组合类型为狭长型下咽骨上附着扁锥形齿, 鲤为宽短型下咽骨上附着粗壮臼形齿, 广东鲂、赤眼鲮和鲮为宽短型咽骨上附着粗壮侧扁型齿, 草鱼为中间型咽骨上附着粗壮侧扁型齿, 鲢为中间型下咽骨上附着鞋形齿(表 5)。单因素方差分析结果显示广东鲂、赤眼鲮、草鱼、鲮咽骨后肢长显著大于鲢, 鲤、广东鲂、赤眼鲮和草鱼之间咽骨长差异不显著(表 6), 草鱼咽骨前肢长显著小于广东鲂和鲤。鲢最外侧鳃耙长显著长于其他 6 种鱼类(表 6)。在 7 种鲤科鱼类间内部摄食器官形态分化程度分析中发现, 与咽骨相关的指标(咽骨宽和咽骨前肢长)的分化程度较高(表 7), 且其分化

表 3 7 种鲤科鱼类每两种间外部摄食器官形态分化程度值表

Tab. 3 Differentiation degree of various characters of external feeding organs between two of seven Cyprinidae species				
种类 species	性状 characteristic			
	头长/体长 HL/SL	头长/体长 SnL/SL	口裂宽/体长 WM/SL	口裂高/体长 HM/SL
SP1	SP7	0.17	0.02	0.03
	SP6	0.08	0.01	0.27
	SP5	0.04	0.01	0.08
	SP4	0.19	0.03	0.08
	SP3	0.01	0.03	0.15
	SP2	0.1	0.04	0.06
	SP7	0.08	0.02	0.02
SP2	SP6	0.17	0.05	0.21
	SP5	0.06	0.03	0.02
	SP4	0.28	0.07	0.02
	SP3	0.09	0.07	0.09
SP3	SP7	0.17	0.05	0.11
	SP6	0.08	0.01	0.12
	SP5	0.04	0.01	0.08
	SP4	0.19	0	0.06
SP4	SP7	0.36	0.06	0.04
	SP6	0.11	0.02	0.19
	SP5	0.22	0.05	0
SP5	SP7	0.11	0.03	0.19
	SP6	0.14	0.01	0.04
SP6	SP7	0.25	0.04	0.23

注: 加黑数字指两种鱼类之间分化程度值最高的性状。SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鲮; SP6: 草鱼; SP7: 鲮。
Note: The numbers in black refer to the two characters with the highest degree of differentiation between two species of fish. SP1: *Culter recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

表 4 7 种鲤科鱼类外部摄食器官形态的主成分载荷
Tab. 4 Principal component load of external feeding organs morphology of seven Cyprinidae species

性状 character	主成分 principal components	
	1	2
头长/体长 HL/SL	0.41	-0.41
吻长/体长 SnL/SL	0.43	-0.51
口裂宽/体长 WM/SL	0.53	-0.01
口裂高/体长 HM/SL	0.53	0.33
口位类型 MT/SL	0.32	0.68

程度值均大于头长和口裂高等外部摄食器官分化值。基于鲤科鱼类内部摄食器官形态指标主成分分析结果显示, 第一主成分的差异主要集中于咽骨长、咽骨后肢长, 第二主成分的差异主要集中在下咽齿长(表 8)。7 种鲤科鱼类各自簇成一团(图 2b), 欧式距离矩阵结果可以看出鲤与其他 6 种鱼类的距离均较远, 鲮、赤眼鲮、草鱼较为聚集(表 9)。

2.3 摄食器官与系统发育地位的关系

根据聚类结果显示, 将 7 种鲤科鱼类的外部摄食器官形态指标分为两支, 鲮和鲤聚为一支, 草鱼、广东鲂、海南鲃、赤眼鲮和鲮聚为一支(图 5a), 将鱼类内部摄食器官形态指标聚为两支, 广东鲂、鲤和海南鲃聚为一支, 赤眼鲮、鲮鱼、草鱼和鲮聚为一支(图 5b)。基于 Cyt b 基因 7 种鲤科鱼类的系统发育树显示, 鲤和鲮聚为一支, 海南鲃、广东鲂、赤眼鲮、草鱼和鲮聚为一支(图 5c)。

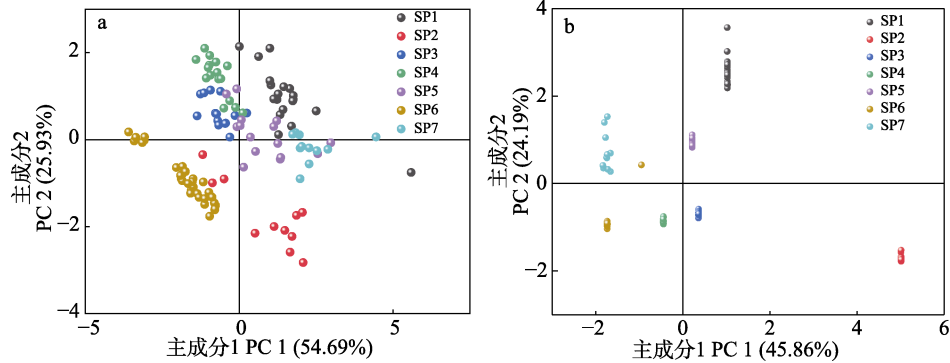


图 3 基于鱼类摄食器官形态特征主成分分析图

a. 基于鱼类外部摄食器官形态特征分值图; b. 基于鱼类内部摄食器官形态特征分值图。SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鲮; SP6: 草鱼; SP7: 鲮。

Fig. 3 Principal component analysis diagram based on morphological characteristics of fish feeding organs
a. Score diagram based on morphological characteristics of external feeding organs of fish; b. Score diagram based on morphological characteristics of internal feeding organs of fish. SP1: *Culter recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

表 5 7 种鲤科鱼类内部摄食器官的形态特征

Tab. 5 Morphological characteristics of internal feeding organs of seven Cyprinidae species

特征 character	SP1	SP2	SP3	SP4	SP5	SP6	SP7
DF	2.4.5/4.4.2	1.2.3/3.1.1	2.4.4/4.4.2	2.4.4/4.4.2	2.4/5.2	2.4.4/5.4.2	4/4
LPB/BHP	6.33	2.75	2.33	2.98	3.29	3.06	4.11
PT	狭长型	宽短型	宽短型	宽短型	中间型	宽短型	中间型
PTT	长齿型扁锥形齿	短齿型粗壮白 形齿	长齿型粗壮侧扁 型齿	短齿型粗壮侧扁 型齿	长齿型粗壮侧扁 型齿	长齿型粗壮侧扁 型齿	长齿型鞋形齿
CTPT	狭长型下咽骨上 附着扁锥形齿	宽短型下咽骨上 附着粗壮白形齿	宽短型咽骨上附 着粗壮侧扁型齿	宽短型咽骨上附 着粗壮侧扁型齿	中间型咽骨上附 着粗壮侧扁型齿	宽短型咽骨上附 着粗壮侧扁型齿	中间型下咽骨 上附着鞋形齿

注: DF: 齿式; LPB/BHP: 下咽骨长宽比; PTT: 咽齿类型; PBT: 咽骨类型; CTPT: 咽骨咽齿组合类型; SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鲮; SP6: 草鱼; SP7: 鲢。

Note: DF: dental formula; LPB/BHP: length of pharyngeal bone/breath of pharyngeal bone; PTT: pharyngeal tooth type; PBT: pharyngeal bone type; CTPT: combination type of pharyngeal tooth and pharyngeal bone; SP1: *Culter recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

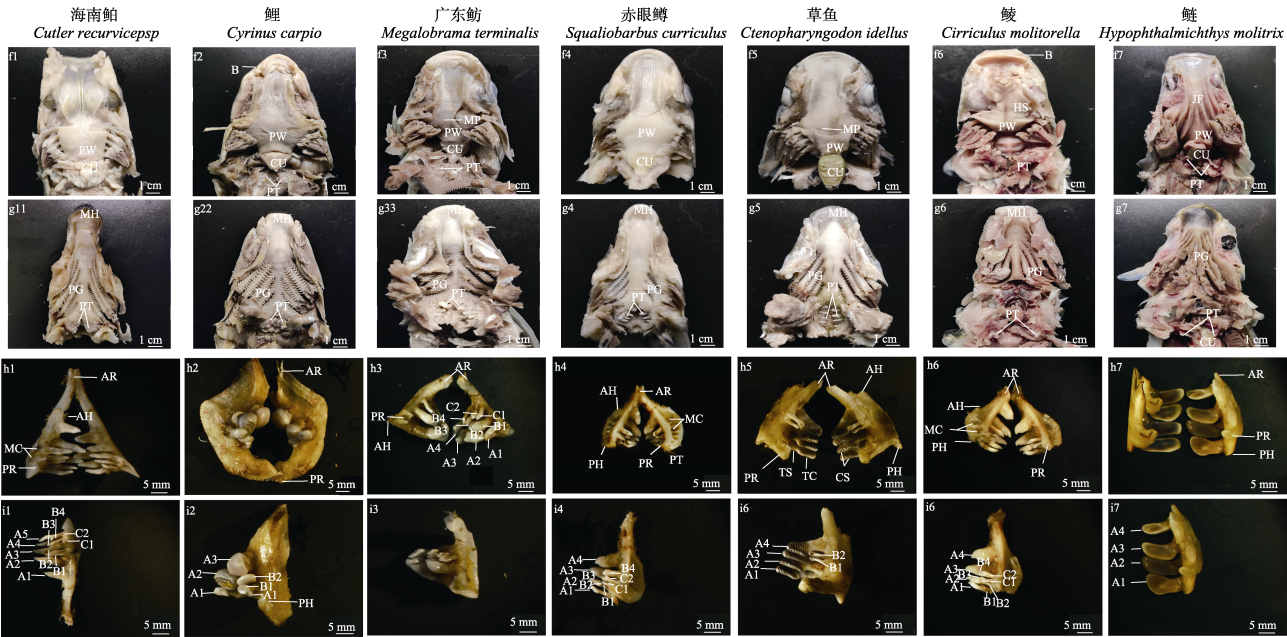


图 4 7 种鲤科鱼类内部摄食器官形态

f1-f7. 口腔腔顶部; g1-g7. 口腔腔底部; h1, h5. 下咽齿齿面正侧视图; h2-h4, h6-h7. 下咽齿有孔面俯视图; i1-i7. 一侧咽齿形态; MH: 下颌角质; MP: 乳突; PW: 咽壁; CU: 角质垫; PT: 咽喉齿; PG: 咽鳃裂; HS: 角质锐缘; B: 须; JF: 颞褶; A1-5: 主行齿; B1-5: 第二副行齿; C1-2: 第三副行齿; CS: 咀嚼面; AH: 咽骨前角; AR: 咽骨前支; PH: 咽骨后角; PR: 咽骨后支; CG: 齿冠沟; TC: 齿冠; TS: 齿柄; MC: 骨髓腔。

Fig. 4 Morphology of internal feeding organs of 7 species of Cyprinidae

f1-f7. Top of pharyngeal cavity; g1-g7. Bottom of pharyngeal cavity; h1, h5. The front side view of the lower pharyngeal tooth surface; h2-h4, h6-h7. The top view of the perforated surface of the lower pharyngeal tooth; i1-i7. Morphological features of unilateral pharyngeal tooth. MH: mandibular horniness; MP: mastoid process; PW: pharyngeal wall; CU: cutin pad; PT: pharyngeal tooth; PG: pharyngeal gill slits; HS: horny sharp edge; B: beard; JF: jaw fold; A1-5: main tooth; B1-5: the second row of auxiliary tooth; C1-2: the third row tooth; CS: chewing surfaces; AH: anterior horn of pharyngeal bone; AR: anterior ramus of pharyngeal bone; PH: posterior horn of pharyngeal bone; PR: posterior ramus of pharyngeal bone; CG: coronal groove; TC: tooth crown; TS: tooth stem; MC: marrow cavity.

根据鱼类外部和内部摄食器官形态指标欧氏距离与其系统发育遗传距离的相关性和显著性检验结果发现, 7 种鱼类的外部摄食器官形态与系统发育存在显著相关($P<0.05$)(图 5d), 内部摄食器官形态与系统发育不存在相关性($P>0.05$)(图 5e)。

表 6 7 种鲤科鱼类内部摄食器官形态可量度特征的单因素方差分析结果

Tab. 6 The results of one-way ANOVA for morphometric characters of internal feeding organs of seven Cyprinidae species					
种类 species	咽骨长/体长 LPB/SL	咽骨宽/体长 BHP/SL	咽骨前肢长/体长 LFPB/SL	咽骨后肢长/体长 HLPB/SL	鳃耙长/体长 LOGR/SL
SP1	1.59±0.07 ^d	0.25±0.03 ^{ab}	1.04±0.03 ^{ac}	0.83±0.01 ^{bc}	0.30±0.02 ^d
SP2	2.3±0.12 ^{abcde}	0.84±0.03 ^{ab}	0.86±0.03 ^c	15.12±0.23 ^{abc}	0.09±0.02 ^a
SP3	1.44±0.07 ^{bde}	0.62±0.01 ^{ab}	0.51±0.04 ^{ce}	3.37±0.14 ^{ac}	0.07±0.02 ^a
SP4	0.87±0.03 ^{cde}	0.33±0.02 ^b	0.6±0.01 ^{bc}	4.24±0.25 ^c	0.07±0.01 ^a
SP5	1.26±0.02 ^{ac}	0.38±0.02 ^{ab}	0.73±0.04 ^{ab}	1.22±0.05 ^{ac}	0.09±0.03 ^a
SP6	0.86±0.02 ^{abcd}	0.28±0.01 ^a	0.5±0.01 ^{bc}	0.5±0.04 ^a	0.03±0.01 ^b
SP7	1.05±0.02 ^c	0.26±0.01 ^{ab}	0.43±0.01 ^{ace}	3.16±0.04 ^b	0.46±0.13 ^c

注: 表中数据为多个重复的平均值; 同一行相同右上角含有相同英文上标字母或无上标表示无显著差异($P \geq 0.05$); SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鲮; SP6: 草鱼; SP7: 鲢。

Note: Data are means of multiple; Means in each bar sharing the same superscript letter or absence of superscripts are not significantly different determined by Tukey's test ($P \geq 0.05$), the same applies below. SP1: *Culter recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

表 7 7 种鲤科鱼类每两种间内部摄食器官
形态分化程度值表

Tab. 7 Differentiation degree of various characters of internal feeding organs between two of seven Cyprinidae species

		性状 character			
		咽骨长/ 体长 LPB/SL	咽骨前肢 长/体长 LFPB/SL	咽骨后肢 长/体长 HLPB/SL	咽骨宽/ 体长 BHP/SL
SP1	SP7	0.04	0.21	0.20	0.58
	SP6	0.06	0.28	0.18	0.08
	SP5	0.05	0.13	0.10	0.10
	SP4	0.05	0.28	0.15	0.85
	SP3	0.05	0.06	0.18	0.63
	SP2	0.05	0.27	0.06	3.54
	SP1	0.09	0.48	0.14	2.97
SP2	SP6	0.01	0.55	0.12	3.63
	SP5	0.00	0.40	0.04	3.45
	SP4	0.00	0.55	0.09	2.70
	SP3	0.00	0.33	0.12	2.92
	SP2	0.09	0.15	0.03	0.05
SP3	SP6	0.01	0.22	0.01	0.71
	SP5	0.05	0.13	0.10	0.10
	SP4	0.00	0.22	0.03	0.22
	SP3	0.09	0.15	0.03	0.05
SP4	SP6	0.01	0.01	0.04	0.93
	SP5	0.00	0.15	0.04	0.75
	SP4	0.01	0.15	0.08	0.18
SP5	SP6	0.09	0.08	0.10	0.48
	SP5	0.10	0.08	0.02	0.66

注: 加黑数字指两种鱼类之间分化程度值最高的两个性状; SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鲮; SP6: 草鱼; SP7: 鲢。

Note: The numbers in black refer to the two characters with the highest degree of differentiation between two species of fish; SP1: *Culter recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

表 8 7 种鲤科鱼类内部摄食器官形态的主成分载荷

Tab. 8 Principal component load internal feeding organs morphology of seven Cyprinidae species

性状 character	主成分 principal components	
	1	2
鳃耙长/体长 LOGR/SL	-0.01	0.48
咽骨长 LPB/SL	0.50	0.11
咽骨前肢长 LFPB/SL	0.36	0.45
咽骨后肢长 HLPB/SL	0.48	-0.32
咽骨宽 BHP/SL	0.41	-0.35
下咽齿长 TL/SL	0.09	0.56
有齿区长 TS/SL	0.48	0.07
最外侧鳃耙数 NOGR	-0.16	0.11

表 9 基于 7 种鲤科鱼类内部摄食器官形态欧氏距离矩阵

Tab. 9 The Euclidean distance matrix based on the morphology of internal feeding organs of seven Cyprinidae species

种类 species	欧氏距离 Euclidean distance						
	SP1	SP2	SP3	SP4	SP5	SP6	SP7
SP1							
SP2	3.97						
SP3	1.76	2.96					
SP4	2.45	3.4	1.19				
SP5	1.13	4.00	1.18	1.69			
SP6	1.94	4.76	1.83	1.88	0.96		
SP7	1.96	3.78	1.61	1.58	1.78	2.09	

注: SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鲮; SP6: 草鱼; SP7: 鲢。

Note: SP1: *Culter recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

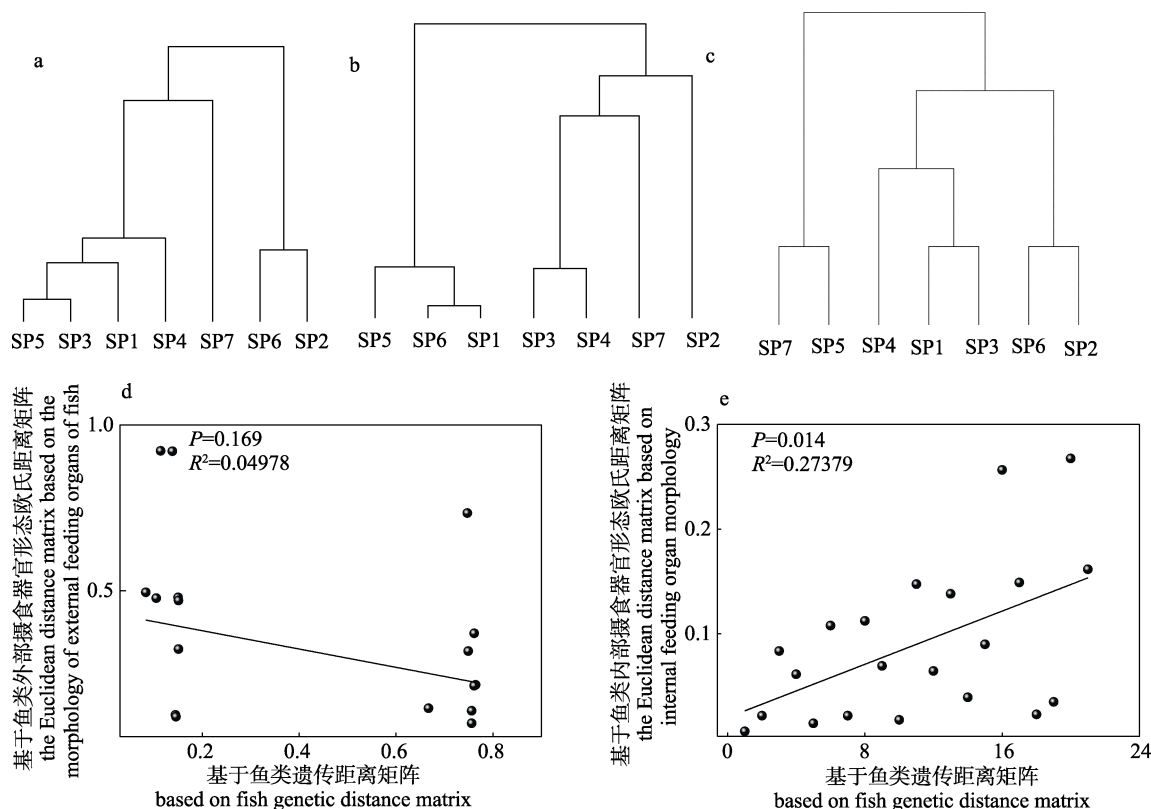


图 5 鱼类摄食器官形态特征与系统发育的关系

a. 鱼类外部摄食器官形态之间欧氏距离聚类图; b. 基于鱼类内部摄食器官形态之间欧氏距离聚类图; c. 基于 Cyt b 基因构建的系统发育树图; d. 基于鱼类内部摄食器官形态欧氏距离与其遗传距离(Cyt b 基因)的散点图; e. 基于鱼类外部摄食器官形态欧氏距离与其遗传距离(Cyt b 基因)的散点图; SP1: 海南鲃; SP2: 鲤; SP3: 广东鲂; SP4: 鲮; SP5: 赤眼鳟; SP6: 草鱼; SP7: 鲢。

Fig. 5 Morphological characteristics of feeding organs and phylogeny of fish

a. Cluster diagram based on Euclidean distance between external feeding organs of fish; b. Cluster diagram based on Euclidean distance between internal feeding organs of fish; c. Phylogenetic tree based on Cyt b gene; d. Scatter diagram of Euclidean distance and its genetic distance (Cyt b gene) based on the morphology of feeding organs in fish; e. Scatter diagram of Euclidean distance and its genetic distance (Cyt b gene) based on the morphology of fish external feeding organs; SP1: *Culter recurviceps*; SP2: *Cyprinus carpio*; SP3: *Megalobrama terminalis*; SP4: *Squaliobarbus curriculus*; SP5: *Ctenopharyngodon idellus*; SP6: *Cirrhinus molitorella*; SP7: *Hypophthalmichthys molitrix*.

3 讨论

3.1 外部摄食器官形态特征比较

鱼类摄食过程中, 摄食器官形态结构与食物的获取和处理密切相关, 其中最先与食物接触的是口、唇等外部摄食器官^[28-29]。本研究发现 7 种鲤科鱼类的外部摄食器官形态差异主要体现在口裂宽、口裂高等性状上。口是鱼类重要的外部摄食器官, 口裂大小决定了鱼类可以利用的食物体积范围, 并直接影响咬合力大小^[30,31]。有关研究发现不同营养级水平的鱼类, 口裂大小显著不同, 肉食性鱼类的口裂显著大于植食性的鱼类^[29, 32-34]。如 Ibañez 等^[35]将玻利维亚亚马逊河的 48 种淡水鱼

区分为 8 种不同的食性功能群后对其食性与形态的相关性进行了研究, 结果表明食性功能群为肉食性的鱼类具有口裂较宽的特点, 这与本研究发现的偏好小鱼小虾的海南鲃口裂宽、口裂高显著大于偏好杂食性偏植食性的草鱼、赤眼鳟等的结论一致。另外, 口位特征与摄食方式相关^[36], Bonato 等^[37]研究 11 种脂鲤科鱼类摄食器官形态特征和摄食的关系发现, 亚下位的口位与偏好摄食底栖生物(水生昆虫、有机物腐屑等)有关。本研究中海南鲃、广东鲂、草鱼、赤眼鳟和鲢的外部摄食形态聚集为一支, 鲮和鲤聚为另一支, 这很可能与这些鱼类口位类型差异有关。不同于海南鲃、广东鲂、草鱼、赤眼鳟和鲢的口上位或亚

口上位, 鲤和鲮属于口下位类型, 摄食方式是吸食, 通过在水底中翻滚食物实现进食; 鲤主要以动物性饵料(甲壳动物、软体动物)为主^[38], 因此鲤的上下颌伸展度较大(图 2); 鲮在水底偏好刮食石头上的藻类或者摄取底泥^[39], 故鲮的口唇结构发达且具有角质突起(图 2)。以上两种鱼类都摄食底栖生物, 但由于摄食形态不同而产生食性分化, 有助于合理利用有限的食物资源。

3.2 内部摄食器官形态特征比较

鱼类的咽骨、咽齿等是直接与食物相互作用的内部摄食器官^[40-42]。本研究发现 7 种鲤科鱼类内部摄食器官形态差异体现在咽骨长、咽骨后肢长等性状上, 这些性状与食物咀嚼相关。本研究中植食性的草鱼咽骨前肢长显著短于偏好底栖软体动物的鲤, 这与曾燊等^[20]的研究结果一致, 推测食物偏好是影响鱼类咽骨形态多样的首要因素。鲤科鱼类的下咽骨是由第五对鳃弓特化而来, 由于鲤科鱼类无口腔齿、胃, 因此下咽骨的形态结构和功能主要决定了其摄食能力^[24,43]; 同时下咽骨也需要配合附着咽齿间的交互作用, 相互配合共同处理不同类型的食物^[43]。最常见的组合形式为中间型的下咽骨配合粗壮侧扁型下咽齿和侧扁型下咽齿, 拥有一定强度的咬合和切割力量, 从而有利于处理类型复杂的食物^[20], 本研究发现鲮、草鱼和赤眼鲮咽骨和咽齿属于这种组合形式, 与斑马鱼(*Danio rerio*)^[44]、粗鳞鲮(*Blicca bjoerkna*)^[45]、宽口裂腹鱼(*Schizothorax eurystomus*)^[8]和热裸裂尻鱼(*Schizopygopsis thermalis*)等杂食性鱼类^[40, 46]类似。海南鲃和鲤咽骨咽齿组合形式较独特, 海南鲃咽骨和咽齿的组合形式为狭长型下咽骨上附着扁锥形齿(图版 II), 副行齿未弱化, 排列紧密, 这种组合类型具备强大的刺破和抓捕能力, 适用于处理易于逃脱、柔软的食物, 与马口鱼(*Opsariichthys bidens*)、翘嘴鲃(*Culter alburnus*)等偏肉食性鱼类相似^[43]。Sibbing 等^[47]发现鲤的咽骨咽齿是一种特化型结构, 具有很强的可塑性, 决定了其在利用水生食物资源时的摄食效率。本研究发现鲤为宽短型下咽骨上附着粗壮臼形齿(图版 II), 这种组合类型的粗壮臼形齿具备强大的咬合力量, 与摄食硬体猎物(如软体动物、甲壳

类动物)的粉碎和研磨有关^[48], 与湖拟鲤(*Rutilus rutilus lacustris*)^[38]、黄线拟羊鱼(*Mulloidichthys flavolineatus*)^[49]和青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)^[50]等鱼类类似。此外, 国外有关学者对 108 种鱼类鳃部换气和摄食相关的性状进行研究, 证实鱼类的鳃部性状与摄食相关性状存在功能耦合和协调^[51]。本研究发现鲮的咽骨后肢长显著短于广东鲂、赤眼鲮、草鱼和鲮, 且只具有一行齿, 但鲮的鳃耙发达特化成矩形网状结构。相关研究发现, 鲮不仅利用其鳃和鳃外器官进行换气, 还起到筛选摄食小到 5 μm 浮游植物的作用, 促进了其对浮游植物的高效利用^[52-53], 推测鲮的鳃耙和咽骨咽齿存在功能协调作用。综上表明, 鱼类内部摄食器官形态结构与食性偏好之间具有密切关系。

本研究另外一个重要发现是 7 种鲤科鱼类两两之间内部摄食器官功能形态性状分化程度明显大于外部摄食器官形态性状分化程度(表 3、表 7), 其中内部摄食器官的关键功能性状咽骨宽和咽骨前肢长分化程度最高。导致这种显著差异的原因可能是鲤科鱼类的内部摄食器官形态可塑性较强, 为适应栖息水生环境的变化, 能够通过改变摄食器官形态来丰富食物来源的多样性。鱼类内部摄食器官表型分化在扩大鱼类对外界环境的适应过程中发挥重要作用^[54], 不同摄食器官性状之间也存在形态和功能上的关联和配合, 如鲮(*Hemiculter leucisculus*)的咽骨与咽齿的形态演化密切关联^[55]。本研究认为鲤科鱼类咽骨宽和咽骨前肢长在演化过程中可能存在关联性, 进而导致不同食性鲤科鱼类的咀嚼过程存在明显差异。在较长的时间尺度上, 鲤科鱼类由于食物种类的差异, 在自然选择和表型可塑性的作用下演变成不同的摄食器官形态, 最终促进营养生态位的分化, 避免种间的食物竞争^[56]。作为珠江中下游最为重要的经济鱼类, 它们通过摄食器官形态的分化来实现食物资源的合理利用, 对于维系珠江中下游食物网的稳定起着重要作用。

3.3 摄食器官形态与系统发育地位的关系

本研究利用线粒体 Cyt *b* 基因初步探究了 7 种鲤科鱼类间遗传距离与摄食器官形态指标的关联性, 结果发现 7 种鱼类的外部摄食器官形态与

系统发育存在显著相关,表明外部摄食器官的某些性状不仅与鱼类摄食密切相关,还是鲤科鱼类分类的重要指标。已有研究认为鱼类外部摄食器官的特定性状是传统形态分类的重要依据^[57]。例如,利用外部摄食器官形态将鲤科鱼类分为不同的亚科^[58-60]。另外,外部摄食器官性状也用来区分近缘物种,如丁瑞华等^[61]根据体型、口位、口型、下颌角质等外部摄食器官区分古蔺裂腹鱼(*Schizothorax gulinensis*)和昆明裂腹鱼(*Schizothorax grahami*)。综上,鲤科鱼类的外部摄食器官性状是鲤科鱼类分类的重要指标。

本研究根据 7 种鲤科鱼类内外部摄食器官形态欧式距离的聚类结果发现,外部摄食器官指标的聚类结果与系统发育树相似,而内部摄食器官指标的聚类结果与其食性相似有关,推测利用相似食物的鲤科鱼类内部摄食器官形态发生了趋同,这与前文内部摄食器官的分化程度大于外部摄食器官结果一致。在一些系统发育关系较近的科、属、种间,某些鱼类摄食器官性状的系统分类与近年来基于分子标记的系统发育研究存在冲突,这很可能是摄食器官形态趋同进化造成。Tang 等^[62]分析了 21 种裂腹鱼的摄食器官性状与外界因子的相关关系,同时结合系统发育结果发现,那些利用类似的食物鱼类,由于摄食器官性状的趋同进化,导致这些鱼类的分类与系统发育关系不一致。为了避免种间竞争,系统发育相似的物种在特定环境压力下可能出现适应性分化,产生多样的内部摄食器官形态特征,进而实现多物种的共存^[63-64]。Qi 等^[65]研究发现,分布于青藏高原及其邻近地区的裂腹鱼类由于对高原环境和食物资源多样的高度适应性,致使其属间的分子系统发育关系与内部摄食器官形态(咽骨、咽齿等)聚类结果不一致,验证了相同环境中利用类似食物的鱼类内部摄食器官形态可能发生了趋同进化。Wootton^[66]研究表明系统发育关系较远的物种长期利用相似食物资源,其摄食器官相关形态也会存在趋同进化。本研究推测鲤科鱼类为适应栖息地环境的变化,能够通过较大程度改变内部摄食器官形态来丰富食物来源的多样性。另外,本研究中 7 种鱼类内部摄食器官咽骨宽和咽骨前肢长

分化程度最高,暗示两者的形态分化较快。咽齿附着在咽骨上,咀嚼过程中咽骨起着很重要的支撑和咀嚼作用。曾燊等^[20]对下咽骨形态的研究认为咽骨较宽的鱼类咬合力强大,切割力量弱小。本研究发现鲤与遗传距离较远的鮡亚科铜鱼属和鲃属鱼类的咽骨类型类似,它们均偏好淡水壳菜、蚬、螺蛳及软体动物。类似的现象也发生在本研究的赤眼鳟与淇河鲫中,它们都主要以浮游动物为食^[67-68]。

参考文献:

- [1] Deng J Y, Meng T X, Ren S M. Food web of fishes in Bohai Sea[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1986, 6(4): 356-364. [邓景耀, 孟田湘, 任胜民. 渤海鱼类食物关系的初步研究[J]. *生态学报*, 1986, 6(4): 356-364.]
- [2] Norman J.R, Zou Y L. Fish History[M]. Beijing: Scientific Publishers, 1966. [J.R.诺门, 邹源琳译. 鱼类史[M]. 北京: 科学出版社, 1966.]
- [3] Meng Q W. Comparative Anatomy of Fish[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995. [孟庆闻. 鱼类比较解剖学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.]
- [4] Nelson J S, Grande T C, Wilson M V. Fishes of the World[M]. New York: John Wiley & Sons, 2016.
- [5] Suyehiro Y. A study on the digestive system and feeding habits of fish[J]. *Japanese Journal of Zoology*, 1942, 10(1): 1-303.
- [6] Tang W Q, Song X J, Zhang Y. Species diversity and zoogeographical analysis of freshwater fishes in central and southern mountainous area of east China[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, 46(5): 621-638. [唐文乔, 宋小晶, 张亚. 华东中南部山区淡水鱼类物种多样性及动物地理区划[J]. *水生生物学报*, 2022, 46(5): 621-638.]
- [7] Wang Q, Liu M D, Zhu F Y, et al. Comparative study of three species of Schizothoracine on feeding and digestive organs in upper Nujiang River[J]. *Zoological Research*, 2019, 54(2): 207-221. [王起, 刘明典, 朱峰跃, 等. 怒江上游三种裂腹鱼类摄食及消化器官比较研究[J]. *动物学杂志*, 2019, 54(2): 207-221.]
- [8] Wei J, Cao X Q, Ren Y L, et al. Anatomy and histological observation of digestive system in *Schizothorax eurystomus*[J]. *South China Fisheries Science*, 2020, 16(1): 120-126. [魏杰, 曹希全, 任永丽, 等. 宽口裂腹鱼消化系统解剖和组织学观察[J]. *南方水产科学*, 2020, 16(1): 120-126.]
- [9] Yang X G, Lian Y X, Wan A, et al. Morphological and histological observation of digestive system in slender topmouth gudgeon *Pseudorasbora elongate*[J]. *Chinese Journal Fisheries*,

- 2021, 34(2), 45-50. [杨晓鸽, 连玉喜, 万安, 等. 长麦穗鱼消化系统的形态学与组织学研究[J]. 水产学杂志, 2021, 34(2): 45-50.]
- [10] Hu Z C, Xie C Y, Cai R Y, et al. The morphological characteristics of the digestive system in two coexisting Balitoridae[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2019, 43(2): 379-387. [胡佐灿, 解崇友, 蔡瑞钰, 等. 同域共存的两种平鳍鳅科鱼类消化系统的形态差异[J]. 水生生物学报, 2019, 43(2): 379-387.]
- [11] Chen Y Y, Cao W X, Zheng C Y. Ichthyofauna of the Zhujiang River with a discussion on zoogeographical divisions for freshwater fishes[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1986, 10(3): 228-236. [陈宜瑜, 曹文宣, 郑慈英. 珠江的鱼类区系及其动物地理区划的讨论[J]. 水生生物学报, 1986, 10(3): 228-236.]
- [12] Li J, Li X, Jia X, et al. Evolvment and diversity of fish community in Xijiang River[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(2): 298-311. [李捷, 李新辉, 贾晓平, 等. 西江鱼类群落多样性及其演变[J]. 中国水产科学, 2010, 17(2): 298-311.]
- [13] Pan J H. Freshwater Fishes of Guangdong Province[M]. Guangzhou: The Guangdong Science and Technology Press, 1991. [潘炯华. 广东淡水鱼类志[M]. 广州: 广东科技出版社, 1991.]
- [14] Shuai F M, Li X H, He A Y, et al. Fish diversity and distribution pattern of the Pearl River system in Guangxi[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2020, 44(4): 819-828. [帅方敏, 李新辉, 何安尤, 等. 珠江水系广西江段鱼类多样性空间分布特征[J]. 水生生物学报, 2020, 44(4): 819-828.]
- [15] Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method[J]. The American Naturalist, 1985, 125(1): 1-15.
- [16] Ayvazyan A, Vasilyan D, Böhme M. 3D morphology of pharyngeal dentition of the genus *Capoeta* (Cyprinidae): Implications for taxonomy and phylogeny[J]. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2019, 57(1): 179-190.
- [17] Rüber L, Adams D C. Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in Cichlids from Lake Tanganyika[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2001, 14(2): 325-332.
- [18] Douglas M E, Matthews W J. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage[J]. Oikos, 1992, 65(2): 213-224.
- [19] Hugueny B, Pouilly M. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes[J]. Journal of Fish Biology, 1999, 54(6): 1310-1325.
- [20] Zeng Y, Liu H. Morphological variation of pharyngeal bones and teeth in the subfamily Gobioninae (Cypriniformes: Cyprinidae) and its functional adaptations[J]. 2009, 30(6): 699-706. [曾燊, 刘焕章. 鲃亚科鱼类下咽骨和下咽齿的形态差异及其功能适应[J]. 动物学研究, 2009, 30(6): 699-706.]
- [21] Ozaki K, Li A J, Shen Z W. Fish Digestive Physiology[M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers. 1983. [尾崎久雄, 李爱杰, 沈宗武译. 鱼类消化生理[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1983.]
- [22] Foote C J, Moore K, Stenberg K, et al. Genetic differentiation in gill raker number and length in sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*[J]. Environmental Biology of Fishes, 1999, 54: 263-274.
- [23] He S P, Le P Q, Chen Y Y. Comparative study on the morphology and development of the pharyngeal dentition in the families of Cypriniformes[J]. Acta Zoologica Sinica, 1997, 43(3): 255-262. [何舜平, 乐佩琦, 陈宜瑜. 鲤形目鱼类咽齿形态及发育的比较研究[J]. 动物学报, 1997, 43(3): 255-262.]
- [24] Chu Y T. Comparative studies on the scales and the pharyngeals and their teeth in Chinese Cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution[J]. Biological Bulletin, 1935, 2(1): 81-221.
- [25] Miranda R, Escala M C. Morphometrical comparison of cleithra, opercular and pharyngeal bones of autochthonous Leuciscinae (Cyprinidae) of Spain[J]. Folia Zoologica Praha, 2005, 54(2): 173-188.
- [26] Tamura K, Dudley J, Nei M, et al. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0[J]. Molecular Biology and Evolution, 2007, 24(8): 1596-1599.
- [27] Abuel M, Hurford M T. Kimura disease[J]. Archives of pathology & laboratory medicine, 2007, 131(4): 650-651.
- [28] Gatz A J. Ecological morphology of freshwater stream fishes[J]. Tulane Studies in Zoology and Botany, 1979, 21(2): 91-124.
- [29] Helfman G S, Collette B B, Facey D E, et al. The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology[M]. New York: John Wiley & Sons, 2009.
- [30] Mihalitsis M, Bellwood D R. A morphological and functional basis for maximum prey size in piscivorous fishes[J]. the Public Library of Science, 2017, 12(9): 184-679.
- [31] Forsman A. Adaptive variation in head size in *Vipera berus* L. populations[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 1991, 43(4): 281-296.
- [32] Pouilly M, Barrera S, Rosales C. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental

- gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia)[J]. *Journal of Fish Biology*, 2006, 68(1): 137-156.
- [33] Simberloff D, Dayan T. The guild concept and the structure of ecological communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1991, 22(1): 115-142.
- [34] Schlacher T. Ecological responses to reductions in freshwater supply and quality in South Africa's estuaries: Lessons for management and conservation[J]. *Journal of Coastal Conservation*, 1996, 2(1): 115-130.
- [35] Ibañez C C, Tedesco P A, Bigorne R, et al. Dietary-morphological relationships in fish assemblages of small forested streams in the Bolivian Amazon[J]. *Aquatic Living Resources*, 2007, 20(2): 131-142.
- [36] Camp A L. What fish can teach us about the feeding functions of postcranial muscles and joints[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2019, 59(2): 383-393.
- [37] Bonato K O, Burrell E D, Fialho C B. Dietary differentiation in relation to mouth and tooth morphology of a neotropical characid fish community[J]. *Zoologischer Anzeiger*, 2017, 267(1): 31-40.
- [38] Zuo C P, Jiang Z Y, Li S Z. The biology of the *Rutilus* in Ulungur Lake[J]. *Freshwater Fisheries*. 2001, 31(2): 53-57. [左昌培, 姜正炎, 李胜忠. 布伦托海湖拟鲤的生物学研究[J]. *淡水渔业*, 2001, 31(2): 53-57.]
- [39] Bowen S H, Gu B, Huang Z. Diet and digestion in Chinese mud carp *Cirrhinus molitorella* compared with other ilyophagous fishes[J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2006, 135(5): 1383-1388.
- [40] Chen X Y. On the pharyngeal bones and teeth of Leuciscinae fishes (Cyprinidae)[J]. *Zoological Research*, 1986, 7(2): 191-196. [陈星玉. 雅罗鱼亚科咽骨及咽齿的研究[J]. *动物学研究*, 1986, 7(2): 191-196.]
- [41] Darrin Hulsey C. Function of a key morphological innovation: fusion of the Cichlid pharyngeal jaw[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 273(1587): 669-675.
- [42] Liem K F, Sanderson S L. The pharyngeal jaw apparatus of Labrid fishes: a functional morphological perspective[J]. *Journal of Morphology*, 1986, 187(2): 143-158.
- [43] Zeng Y. The Evolution of Pharyngeal Bones and Teeth in the East Asian Cyprinids (Pisces: Cypriniformes)[D]. Wuhan: Chinese Academy of Sciences, 2010. [曾燊. 东亚鲤科鱼类下咽骨和下咽齿的形态演化规律[D]. 武汉: 中国科学院研究生院, 2010.]
- [44] Wautier K, Huysseune A. A quantitative analysis of pharyngeal tooth shape in the zebrafish (*Danio rerio*, Teleostei, Cyprinidae)[J]. *Archives of Oral Biology*, 2001, 46(1): 67-75.
- [45] Uzar T, Andrzejewski W, Kozak J. Morphology of the inferior pharyngeal bones of white bream (*Blicca bjoerkna*) in River Warta[J]. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 2019, 48(2): 142-148.
- [46] Li Z H. The comparative studies of the pharyngeal bones and their teeth of Gobioninae in Henan[J]. *Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition)*, 1985, 4(48): 75-89. [李仲辉. 河南鲤科鱼类咽骨咽齿的比较研究[J]. *河南师范大学学报(自然科学版)*, 1985, 4(48): 75-89.]
- [47] Sibbing F A. Specializations and limitations in the utilization of food resources by the carp, *Cyprinus carpio*: a study of oral food processing[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1988, 22(3): 161-178.
- [48] Jawad L A, Agha G F, Abdullah S M, et al. Morphology and morphometry of pharyngeal bone and teeth in Cyprinid species from the Kurdistan Region, Iraq[J]. *The Anatomical Record*, 2022, 305(11): 3356-3366.
- [49] Mahmoud U M, Essa F, Sayed A E. Surface architecture of the oropharyngeal cavity and the digestive tract of *Mulloidichthys flavolineatus* from the Red Sea, Egypt: A scanning electron microscope study[J]. *Tissue and Cell*, 2016, 48(6): 624-633.
- [50] He C, Zhou W, Wang H T, et al. Mechanics of pharyngeal teeth of black carp (*Mylopharyngodon piceus*) crushing mollusk shells[J]. *Advanced Engineering Materials*, 2013, 15(8): 684-690.
- [51] Farina S C, Knope M L, Corn K A, et al. Functional coupling in the evolution of suction feeding and gill ventilation of sculpins (Perciformes: Cottoidei)[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2019, 59(2): 394-409.
- [52] Cohen K E, George A E, Chapman D C, et al. Developmental ecomorphology of the epibranchial organ of the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*[J]. *Journal of Fish Biology*, 2020, 97(2): 527-536.
- [53] Lampo E G, Knights B C, Vallazza J M, et al. Using pharyngeal teeth and chewing pads to estimate juvenile silver carp total length in the La Grange Reach, Illinois River[J]. *North American Journal of Fisheries Management*, 2017, 37(5): 1145-1150.
- [54] Gavrilts S, Losos J B. Adaptive radiation: contrasting theory with data[J]. *Science*, 2009, 323(5915): 732-737.
- [55] Li X N. Study on characteristics population and feeding organs morphological characteristics of *Hemiculter leuciscus* in Chongqing Laixi River[D]. Shanxi: Northwest A&F University, 2022. [李雪宁. 重庆濠溪河鲮 (*Hemiculter leuciscus*) 种群特征与摄食器官形态特征的研究[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2022.]

- [56] Prado A V, Goulart E, Pagotto J. Ecomorphology and use of food resources: inter-and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands[J]. Neotropical Ichthyology, 2016, 14(4): 140-150.
- [57] Günther A C L G. Catalogue of the Fishes in the British Museum[M]. The Trustees, 1868.
- [58] He S P, Ye P Q, Chen Y Y. Comparative study on the morphology and development of the pharyngeal dentition in the families of Cypriniformes[J]. Acta Zoologica Sinica, 1997, 43(3): 30-37. [何舜平, 乐佩琦, 陈宜瑜. 鲤形目鱼类咽齿形态及发育的比较研究[J]. 动物学报, 1997, 43(3): 30-37.]
- [59] Chen X L, Yue P Q, Lin R D. Major groups within the family cyprinidae and their phylogenetic relationships[J]. Zoological Systematics, 1984, 1(4): 424-440. [陈湘舜, 乐佩琦, 林人端. 鲤科的科下类群及其宗系发生关系[J]. 动物分类学报, 1984, 1(4): 424-440.]
- [60] Yue P Q. Zoology of China: Scleractinian Carpiformes[M]. Beijing: Science Press, 2000. [乐佩琦. 中国动物志: 硬骨鱼纲鲤形目[M]. 北京: 科学出版社, 2000.]
- [61] Ding R H, Dai Y X, Huang Y Y. A new species of the genus Schizothorax from Sichuan, China (Cypriniformes: Cyprinidae)[J]. Sichuan Journal of Zoology, 2022, 41(3): 300-303. [丁瑞华, 代元兴, 黄玉勇. 四川裂腹鱼类一新种记述(鲤形目: 鲤科)[J]. 四川动物, 2022, 41(3): 300-303.]
- [62] Tang Y T, Li C H, Wanghe K Y, et al. Convergent evolution misled taxonomy in Schizothoracine fishes (Cypriniformes: Cyprinidae)[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2019, 134(1): 323-337.
- [63] Beaumond A C, Petrere Jr M. Fish communities of Manso River, Chapada dos Guimarães, MT, Brazil[J]. Acta Biologica Venezuelica, 1994, 15(2): 21-35.
- [64] Ross S T. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies[J]. Copeia, 1986, 2(1): 352-388.
- [65] Qi D L, Chao Y, Guo S C, et al. Convergent, parallel and correlated evolution of trophic morphologies in the subfamily Schizothoracinae from the Qinghai-Tibetan plateau[J]. the Public Library of Science, 2012, 7(3): 34-70.
- [66] Wootton R J. Ecology of Teleost Fishes[M]. Springer Science & Business Media, 2012.
- [67] Tian H X, Wang F C, Duo T, et al. Sexual dimorphism of pharyngeal bone of Qihe River *Carassius auratus*[J]. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 2016, 44(5): 122-125. [田华香, 王凤产, 多甜, 等. 淇河鲫鱼下咽骨形态学描述[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2016, 44(5): 122-125.]
- [68] Shen F, Li C, Teng T, et al. Ontogenetic development of digestive tract and digestive enzymatic activities in *Squaliobarbus curriculus* larvae[J]. Aquaculture Research, 2018, 49(9): 3158-3166.

Comparative study of the morphological variation in the feeding organs of seven Cyprinid species in the lower reaches of the Pearl River

KOU Chunni^{1, 2, 3}, LI Jie^{2, 3}, CHEN Weitao^{2, 3}, GAO Shang^{2, 3}, WU Zhi^{2, 3}, LIU Yaqiu^{2, 3}

1. College of Marine Ecology and Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Scientific Observing and Experimental Station of Fishery Resources and Environment in the Middle and Lower Reaches of Pearl River, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510380, China;
3. Guangzhou Scientific Observing and Experimental Station of National Fisheries Resources and Environment, Guangzhou 510380, China

Abstract: The Pearl River, the largest river in Southern China, contains rich fish biodiversity and harbors a great number of cyprinid species. *Ctenopharyngodon idellus*, *Megalobrama terminalis*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Squaliobarbus curriculus*, *Culter alburnus*, *Cirrhinus molitorella*, and *Cyprinus carpio* are the most prevalent cyprinid species found in the lower reaches of the Pearl River where they play a key role in maintaining the stability of the food web. Due to the apparent differences in their feeding preferences, the morphological characteristics and degree of differentiation of their feeding organs may also vary. As a result, they are excellent

candidates to investigate the morphological characteristics of feeding organs of cyprinid fish. The morphological variations of the feeding organs of these seven species were examined using a multi-faceted approach including traditional morphological anatomy, one-way analysis of variance (ANOVA), principal component analysis (PCA), and hierarchical clustering. The ANOVA results showed that the head length, snout length, mouth width, and mouth height of *C. recurviceps* were significantly greater than those of *M. terminalis*, *S. curriculum*, and *C. idellus* ($P<0.05$), and the length of the pharyngeal forelimb of *C. idellus* was significantly shorter than those of *M. terminalis* and *C. recurviceps* ($P<0.05$). Notably, the length of the gill rake of *H. molitrix* was remarkably longer than that of the remaining species ($P<0.05$). The PCA results revealed that the morphological differences in the external feeding organs of the seven cyprinid species were primarily focused on mouth breadth and height, both of which are related to food capture. In contrast, the morphological differences in the interior feeding organs were primarily focused on the lengths of the pharyngeal bone and hindlimb, both of which are related to food chewing. Furthermore, we detected that the degree of differentiation in the interior feeding organs was higher than that in the external feeding organs. The cluster results of the morphological indexes of the external feeding organs of seven species highlighted that *C. molitorella* and *C. carpio* were clustered into one clade and *C. idellus*, *M. terminalis*, *C. recurviceps*, *S. curriculum*, and *H. molitrix* were clustered into another. Based on the morphological indexes of their internal feeding organs, the cluster results revealed that *M. terminalis*, *C. recurviceps* and *C. carpio* were clustered into one clade and *S. curriculum*, *C. molitorella*, *H. molitrix*, and *C. idellus* were clustered into another. A phylogenetic tree based on the mitochondrial Cyt *b* gene displayed that *C. carpio* and *C. molitorella* were clustered into one clade, while *C. recurviceps*, *M. terminalis*, *S. curriculum*, *C. idellus*, and *H. molitrix* were clustered into another. According to the correlational and significance tests between the Euclidean distance of external and internal feeding organs and pairwise phylogenetic genetic distance, the external feeding organs of the seven species were significantly correlated with phylogeny ($P<0.05$), whereas the internal feeding organs were not ($P>0.05$), indicating that the morphology of external feeding organs was easily influenced by phylogeny. This study demonstrated that diet was a key factor that influenced interior and external feeding organ morphology and examined significant relationships between phylogenetic relationships and morphological features of external feeding organs. External feeding characteristics show important reference potential for fish classification. Above all, our study revealed the differences in feeding organ morphological features of sympatric cyprinid fish and probed the relationships between the morphological characteristics of feeding organs, and feeding habits and phylogenetic status, which is of great significance to our understanding of their ecological adaptation mechanisms and protecting of fish resources in the Pearl River.

Key words: Cyprinid; feeding organs; morphology; phylogenetic relationship; differentiation

Corresponding author: LI Jie, E-mail: lijie1561@163.com; LIU Yaqiu, E-mail: liuyq@prfri.ac.cn